

**Taxonomie, Écologie et Évolution
des Métazoaires Parasites**



**Taxonomy, Ecology and Evolution
of Metazoan Parasites**

C. Combes, J. Jourdain
éditeurs,
coéd. A. Ducreux-Modal, J.-R. Pagès

Tomme I

*Livre-hommage
à Louis Euzet*

Collection Études

Presses Universitaires de Perpignan

**Taxonomie, Écologie et Évolution
des Métazoaires Parasites**



**Taxonomy, Ecology and Evolution
of Metazoan Parasites**

C. Combes, J. Jourdain
éditeurs,
coéd. A. Ducreux-Modal, J.-R. Pagès

Tomme II

*Livre-hommage
à Louis Euzet*

Collection Études

Presses Universitaires de Perpignan

ECOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE MONOGÈNES, ECTOPARASITES DE TÉLÉOSTÉENS MARINS : APPROCHE ET CONTRIBUTION MONTPELLIÉRAINES

PATRICK SILAN¹, HERVÉ CALTRAN² AND GUILLAUME LATU³

Corresponding author : P. Silan

e-mail : silan@univ-montp2.fr

Summary « Ecology and population dynamics of Monogenea, ectoparasites of marine Teleostei : montpellierian approach and contribution »

Monogeneans, a fully-fledged class of the Platyhelminth phylum, are represented by thousands of species, ectoparasites of aquatic vertebrates. Marine Teleosts are parasitized by the greatest number of them. These organisms arouse fundamental as well as applied questions, most of them tackled during the last decades by Louis Euzet and several of its colleagues of Montpellier. A synthesis of these ecological works is presented here, as some recent reflections relative to their population dynamics.

Key words

Monogeneans – Marine Teleosts – Ecology – Population dynamics

¹CNRS (UMR 5000), Station Méditerranéenne de l'environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète, France.

²Rue du Quartier Latin, 01150 Villebois, France.

³LaBRI (UMR 5800), Laboratoire Bordelais de Recherche en Informatique, Université Bordeaux 1, 351 Cours de la Libération, 33405 Talence Cedex, France.

Résumé « Écologie et dynamique des populations de Monogènes, ectoparasites de Téléostéens marins : approche et contribution montpelliéraine ».

Les Monogènes, classe à part entière du sous-embranchement des Plathelminthes, sont représentés par des milliers d'espèces ectoparasites de vertébrés aquatiques. Les Téléostéens marins en abritent le plus grand nombre. Ces organismes suscitent des questions tant fondamentales qu'appliquées, la plupart abordées au cours des dernières décennies à Montpellier par Louis Euzet et plusieurs de ses élèves. Une synthèse des travaux à caractère écologique est présentée ici, accompagnée de récentes réflexions sur le fonctionnement démographique de ces populations.

Mots clés

Monogènes – Téléostéens marins – Écologie – Dynamique des populations

Introduction

Le sous-embranchement des Plathelminthes comprend plusieurs classes, dont celle des Monogènes (Baer & Euzet, 1961). Ces derniers sont représentés par des milliers d'espèces, pour la plupart non encore décrites et ce en particulier dans les écosystèmes tropicaux. Ces organismes, majoritairement ectoparasites de vertébrés aquatiques (Téléostéens, Sélaciens, Amphibiens ...), suscitent des questions de divers ordres ; certaines d'entre elles ont été abordées par différents auteurs au cours des dernières décennies dans le laboratoire créé par Louis Euzet, à qui les textes de cet ouvrage sont dédiés aujourd'hui.

En focalisant leur analyse sur les problèmes de taxinomie posés en particulier par les Monogènes de Téléostéens, L. Euzet et ses premiers collaborateurs ont vite réalisé, dès les années soixante, l'intérêt également écologique de ces organismes.

Cet intérêt peut être défini selon trois échelles d'organisation :

- Quelles espèces parasites sur quels hôtes ? les aspects inhérents à la spécificité parasitaire étaient ainsi posés, avant d'être formalisés plus généralement (Euzet & Combes, 1980) ;
- Quelles conséquences cette spécificité, associée à d'autres facteurs, va-t-elle induire sur l'organisation des communautés ainsi formées ?
- Enfin, les aspects propres aux populations constitutives vont conduire à s'interroger sur leur fonctionnement démographique.

Nous n'aborderons ici que les deux derniers aspects évoqués, sans pré-

tendre être exhaustif, mais en illustrant cette réflexion via les principaux travaux du laboratoire montpelliérain.

Les Sparidae, Mugilidae, Moronidae et leurs Monogènes parasites ont été les principaux protagonistes des réflexions successives.

Dans la plupart des études menées dès les années 1970, le point de départ souvent affiché était d'étudier les maladies de Poisson dans les écosystèmes lagunaires et côtiers. Cette dimension est devenue réellement significative quand l'aquiculture s'est développée sur la côte méditerranéenne, et que le laboratoire de L. Euzet a été de plus en plus sollicité, compte tenu de l'inévitable accroissement associé de la pathologie parasitaire (Euzet & Raibaut, 1985). Les aspects finalisés ont pris une dimension toute particulière à partir des années 1980 pour le Bar *Dicentrarchus labrax* et ses Diplectanidae.

Biotope branchial et partage des ressources

Lors d'une étude biologique et anatomique de deux Microcotylidae (*Metamicrocotyla cephalus* et *Microcotyle mugilis*), ectoparasites de *Mugil cephalus*, Euzet et Combes (1969) constatèrent que ces deux espèces n'occupaient généralement pas la même position dans les branchies. Cette observation, faite également sur d'autres matériels par les anglo-saxons (Llewellyn, 1956 ; Smith, 1969 ; Mackenzie, 1970 ; Suydam, 1971), et très vraisemblablement par des Russes, allait ouvrir une voie nouvelle en écologie parasitaire. L'existence chez une même espèce hôte de Monogènes taxinomiquement proches, voire congénériques, suscita alors de nouvelles interrogations (Euzet, 1972 ; Lambert & Maillard, 1974).

Outre la dimension évolutive d'une telle coexistence, se posait désormais le problème de savoir comment différentes espèces aussi « jumelles » pouvaient cohabiter dans un tel milieu, en se partageant les diverses ressources dont l'espace. Tout en continuant à s'interroger sur le lien entre associations parasitaires et la position systématique des hôtes, les analyses de ce qui était qualifié de « microhabitat » se développèrent (Oliver, 1968 ; Ktari, 1971 ; Lambert & Maillard, 1975 ; Noisy, 1978 ; Sanfilippo, 1978 ; Noisy & Euzet, 1979 ; Noisy & Maillard, 1980).

Ces analyses cherchaient notamment à identifier les préférences spatiales de chaque espèce, et à émettre des hypothèses explicatives sur ces répartitions. Les données considérées étaient alors les suivantes : a) les parasites étaient repérés dans les branchies en fonction des structures anatomiques (arcs gauche et droit, hémibranchies antérieure et postérieure...) et d'un découpage virtuel visant à préciser leur position dans l'hémibranchie (zones, secteurs définis schématiquement) ; b) qu'elles soient naturelles ou

provoquées expérimentalement, les infestations monospécifiques ou plurispécifiques étaient généralement distinguées.

La variabilité entre infrapeuplements a été très progressivement prise en compte, mais sans pouvoir initialement intégrer toutes ses dimensions, fondamentalement inscrites dans un continuum de situations. Les choix et outils méthodologiques, en particulier statistiques, ne permettaient pas de l'appréhender, les interdépendances ou corrélations inter-variables ne pouvant pas être quantifiées. On pouvait alors décrire la tendance qu'avait chaque espèce à coloniser tel ou tel site branchial (généralement sur la base de pourcentages et après sommation sur l'ensemble des poissons examinés), mais en finissant par expliquer le plus souvent le partage de cet espace par la compétition interspécifique (Euzet & Sanfilippo, 1983).

Les explications sont devenues plus nuancées quand la structure des biotopes colonisés et les effectifs des infrapopulations ont été simultanément pris en compte grâce à l'apport de la statistique multidimensionnelle (Silan, 1984), puis de la géostatistique (Le Pommelet, 1993). Les ajustements permanents et variables selon la nature des infrapeuplements ont alors été révélés : compétition intraspécifique, interspécifique, contraintes environnementales et notamment hydrodynamiques, contraintes morpho-anatomiques, structures en âge, densité-dépendance réelle, etc... autant de facteurs qui jouent alternativement ou simultanément un rôle structurant dans l'organisation spatiale de ces communautés. C'est l'existence d'une multitude de guildes homologues mais non analogues qui permet cette enrichissante approche comparative, laquelle ne doit pas se limiter à un débat sur le seul rôle de la compétition ou des barrières reproductives (Rohde & Hobbs, 1986). Les situations écologiques sont aussi nombreuses que les individus-hôtes et les infrapeuplements existants, même si des tendances sont perceptibles. Le débat n'est pas pour autant clos.

Les branchies de téléostéens ne sont donc pas seulement une entité spatiale. Elles représentent un véritable biotope, dont l'hétérogénéité a commencé à être mieux quantifiée, indépendamment mais à la même époque, en Australie et à Montpellier (Roubal, 1987a, 1987b ; Silan *et al.*, 1987). Les conséquences écologiques d'une telle hétérogénéité sont multiples : chez une même espèce-hôte et pour différents parasites co-locataires, l'habitat en tant que ressource est tout aussi variable que la nature démographique des infrapopulations ou des infrapeuplements. Cependant, cette opportunité est restée sous-exploitée en écologie des peuplements parasitaires (Rohde, 1993), et continue de l'être comme nous l'avons plus récemment souligné (Silan & Le Pommelet, 1995).

La manière de quantifier la structure et la variabilité des biotopes branchiaux n'a cessé de progresser (Caltran & Silan, 1996), permettant de traiter

des données démographiques locales d'une précision toujours accrue (Caltran, 1996), mais aussi de mettre en exergue le sens très particulier que revêt ici la notion de capacité limite, si variable dans ce contexte écologique. Appréhender les problèmes de structure de communautés de Monogènes à cette échelle d'organisation qu'est le biotope, mais aussi à celle que sont les hôtes apparentés, n'a véritablement de sens qu'une fois considérée avec précision la structure des milieux colonisés. Quelles que soient les échelles de temps et d'espace considérées, l'organisation, la richesse et la diversité de ces communautés résisteront encore longtemps aux équations déterministes trop simples (Bilong Bilong *et al.*, 1999). La mise en place des faunes est une histoire à n dimensions (Caro *et al.*, 1997), mais qui commence dans le quotidien des organismes.

Contraintes environnementales et biologie du développement

Quand un oncomiracidium de téléostéen marin atteint sa cible hôte, il perd sa ciliature, et gagne les branchies sur lesquelles il continuera son développement. La nature des changements morpho-anatomiques au cours de ce développement a été abordée par différents auteurs décrivant des espèces. En revanche, la modélisation de la croissance et l'utilisation consécutive de stades de croissance pour des études démographiques n'a été envisagée que pour des *Diplectanum* (Silan & Maillard, 1989a). Nous reviendrons sur l'usage fondamental qui peut en être fait en dynamique des populations.

Dans ce contexte, la variabilité morphologique n'échappe pas aux auteurs travaillant sur un très grand nombre d'individus appartenant à la même espèce. Cette variabilité a été décelée et quantifiée sur les *Diplectanum* (Silan, 1984), mais sans pouvoir l'associer alors à autre chose que le temps, et donc à la croissance.

C'est une étude menée sur *Ligophorus imitans*, ectoparasite de *Liza ramada*, qui permettra de préciser l'extrême importance de la variabilité intra-spécifique (Caltran *et al.*, 1995a) et d'identifier le rôle déterminant de certaines contraintes environnementales (Caltran *et al.*, 1995b).

Deux faits fondamentalement nouveaux sont apparus lors de cette étude conduite sur des centaines d'individus issus d'un environnement (hôtes et milieu) hétérogène (Caltran, 1996) : a) les pièces sclérifiées de leur haptère présentent non seulement une grande variabilité biométrique, mais cette dernière est clairement associée à la structure du biotope colonisé, indépendamment de la structure en âge. Ainsi, la taille des branchies et les contraintes hydrodynamiques agissent sur ces structures de fixation, les deux groupes de variables augmentant corrélativement. b) Les éléments sclérifiés du système génital présentent aussi une variabilité, mais indépendante des contraintes environnementales précitées.

Ces résultats ont montré le caractère adaptatif de certaines structures anatomiques (crochets de fixation) sur des pas de temps très courts, alors que d'autres (système génital) restent simultanément invariantes. Cette plasticité morphologique différentielle est importante car nous avons montré qu'elle intervenait dans des situations de compétition homologues.

La rapidité de telles dérives morpho-anatomiques n'est certainement pas sans relation avec la présence d'organismes si souvent congénériques dans un même biotope, d'autant que cette variabilité concerne bien d'autres aspects de leur physiologie (Silan *et al.*, 1996). L'histoire évolutive et écologique des hôtes sur le plus long terme n'est pas non plus sans conséquence (Caro *et al.*, 1997).

Structures et dynamique des populations

Depuis plusieurs décennies, un certain nombre de recherches ont été menées dans différentes mers ou océans sur la structure des populations de Monogènes de Téléostéens marins (Roubal *et al.*, 1996), voire sur leur dynamique. Là encore, l'objectif n'est pas de les résumer mais d'illustrer en quoi les recherches languedociennes, initiées par L. Euzet *et al.*, ont contribué à améliorer nos connaissances sur ce sujet.

La plupart des études dites de dynamique des populations restent descriptives, malgré la dimension prédictive sous-jacente ou parfois affichée. Une collection d'individus échantillonnés et censés être représentatifs d'une population, sert en effet à statuer sur ce que pourrait être le comportement démographique de la population considérée.

Les travaux souhaitant traiter d'aspects démographiques chez les Polyopisthocotylea (Noisy, 1978) se sont vite heurtés aux problèmes d'échantillonnage liés aux prévalences et intensités modérées chez ces organismes. Hors d'un contexte expérimental (Ktari, 1971) ou aquicole (Silan *et al.*, 1985), les Polyopisthocotylea ne sont jamais représentés par plus de quelques individus sur un même poisson (Oliver, 1977 ; Silan, 1984). Les Polyopisthocotylea sont généralement moins nombreux que les Monopisthocotylea, mais ne doivent pas être considérés pour autant comme rares. Leurs stratégies démographiques sont simplement différentes, tant en ce qui concerne leur comportement reproductif que leur capacité de colonisation (Silan & Maillard, 1989b ; Reversat *et al.*, 1992). La structure des populations hôtes, notamment en âge, le mode d'utilisation de l'espace marin et le comportement de ces derniers conditionnent largement les structures démographiques observées chez ces grands Monogènes. La taille de ces organismes n'est par ailleurs pas étrangère au renforcement des mécanismes de compétition, intra comme interspécifique, qui agissent sur ces

populations ; les études sur leur répartition branchiale dans les travaux précités l'ont illustré.

Bien que de plus petite taille, les Monopisthocotylea se sont vite imposés comme matériel biologique dans les études démographiques. Trois raisons principales peuvent être évoquées pour justifier cela : a) ils sont généralement plus abondants et, sous réserve d'une certaine rigueur dans les stratégies d'échantillonnage, plus facilement détectables dans une population hôte ; b) leur cycle biologique est plus facilement maîtrisable dans des conditions expérimentales, facilitant diverses manipulations (Sanfilippo, 1978 ; Silan, 1984) ; c) dans certaines conditions environnementales, et notamment en situation aquicole, ils posent des problèmes de santé animale riches d'enseignements et dépassant le cadre de la seule recherche fondamentale (Silan & Maillard, 1986 ; Silan *et al.*, 1996). De ce fait, ils sont souvent à l'origine de moyens d'étude supplémentaires, et de mises en perspective différentes.

La découverte d'espèces congénériques sur les Mugilidae (Euzet & Suriano, 1977 ; Euzet & Sanfilippo, 1983), en lieu et place d'une seule espèce *Ligophorus vanbenedenii*, a naturellement apporté un regard nouveau sur ces peuplements, remettant ainsi en cause certains travaux antérieurs portant sur la biologie de populations auparavant confondues (Mac Rawson, 1976). Les Ancyrocephalidae de muges ont alors fait l'objet de diverses investigations (Sanfilippo, 1978), témoignant notamment du rôle différent joué par la mer et les lagunes dans leur fonctionnement démographique. Non seulement les cohortes d'hôtes utilisent cet espace de manière différentielle, avec des conséquences écologiques pour leurs parasites, mais les spécificités environnementales de ces milieux contribuent aussi à structurer ces communautés.

Une nouvelle étude conduite sur *Liza ramada* au cours des années 1990 dans les écosystèmes de Camargue (Caltran *et al.*, 1995a, 1995b ; Caltran, 1996) a permis de préciser les changements de faune parasitaire que pouvait occasionner de grandes perturbations environnementales. A l'échelle des décennies, certaines lagunes languedociennes, et le delta du Rhône en particulier, subissent de profondes modifications (Aguesse & Marazanoff, 1965 ; Heurtaux, 1992). Lors des années 1970, au cours desquelles les premières études montpelliéraines sur ce sujet étaient conduites, la Camargue était largement sous l'influence des eaux douces. Une quinzaine d'années plus tard, l'étang du Vaccarès (Fig. 1) s'était fortement salinisé, suite à des déficits en eau douce et à la remontée souterraine de nappes de sel, conséquences de la gestion humaine du delta. Dans un contexte aussi changeant, les mugilidés se sont parfaitement maintenus, conformément à leurs aptitudes connues (Autem, 1979) ; leurs monogènes n'ont pas tous vécu ces changements de la

même façon. Ainsi (Fig. 1), tandis que *Ligophorus imitans*, espèce dominante de la guild, se maintenait à des prévalences comparables, *L. confusus* passait du statut d'espèce absente à celui d'espèce commune, et *L. parvicirrus*, commun auparavant, devenait rare. Nul n'est besoin d'invoquer d'éventuelles exclusions compétitives pour expliquer pareils processus ; les mécanismes de « colonisation – extinction » font leur œuvre à toutes les échelles de temps et d'espace, sous l'influence permanente des contraintes environnementales. La plasticité de ces organismes n'est pas seulement morpho-anatomique, comme nous l'avons précédemment évoqué, mais aussi démographique. Les conséquences évolutives de tels processus, notamment en termes de richesse et de diversité spécifique, ne peuvent pas être inexistantes. Peu d'organismes peuvent subir de l'allotopie temporaire dans un contexte de sympatrie ; tel est néanmoins le cas des parasites placés par leurs hôtes dans des milieux aussi fortement contraignants. Quand source et puits interagissent, le temps pendant lequel l'un et l'autre fonctionnent, ou se tarissent, est de toute première importance.

La poursuite de telles études comparatives dans la durée, toujours plus fines dans leurs approches, a incontestablement servi la parasitologie appliquée aux Monogènes ; elle est peut-être aussi une des caractéristiques de « l'école L. Euzet ».

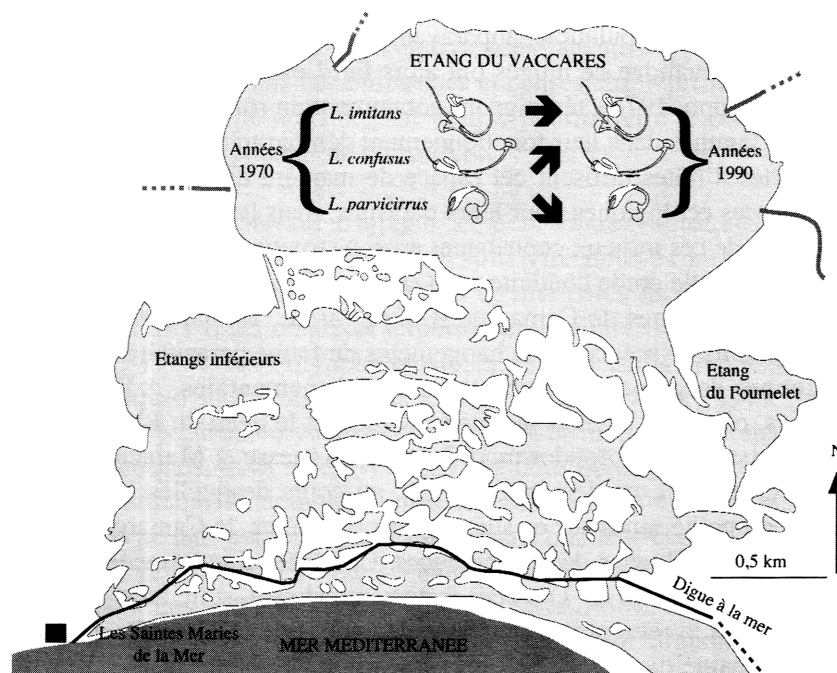


Figure 1. Modification, entre les années 1970 et 1990, de la composition de la guild de Monogènes, ectoparasites de *Liza ramada*, dans le delta du Rhône (Camargue, France).

Les Diplectanidae du Bar ou Loup *Dicentrarchus labrax* ont, quant à eux, servi à l'étude la plus durable sur le fonctionnement démographique de telles populations, dépassant le cadre de la seule biologie à partir des années 1990.

Après avoir constaté la présence d'espèces congénériques chez cet hôte (Lambert & Maillard, 1974), montré que ces Monogènes avaient leurs propres parasites potentiellement pathogènes (Mokhtar-Maamouri *et al.*, 1976), précisé leur mode d'occupation du biotope branchial (Lambert & Maillard, 1975 ; Silan, 1984), identifié la nature de leur reproduction (Maillard *et al.*, 1982) avec démonstration d'une fécondation croisée obligatoire (Silan *et al.*, 1983), la dynamique de ces populations a pu être appréhendée dans différents contextes (Silan & Maillard, 1987).

Plutôt que de perpétuer les classiques comptages d'individus pour décrire infrapopulations, populations et peuplements, l'utilisation de leurs structures en âge à des fins démographiques est apparue beaucoup plus informative. Pour ce faire, l'étude chronologique précise du développement, jamais réalisée alors chez ce type d'organismes, devait être quantifiée par voie expérimentale (Silan & Maillard, 1989a). Des stades d'âge connu devenaient alors utilisables pour décrire qualitativement ces populations, et introduire l'analyse de cohortes pour ces Plathelminthes.

Les problèmes de pathologie parasitaire, posés en particulier par *Diplectanum aequans* dans le contexte de l'aquiculture, ont conduit à appréhender le rôle joué par la dispersion de ces parasites dans la régulation globale de ce système Hôte-Parasite (Silan & Maillard, 1986). La surdispersion, liée notamment à des mécanismes comportementaux, et pas seulement à des "probabilités de rencontre hasardeuse", s'est avérée un mécanisme fondamental de régulation, tant de l'hôte que du parasite, en situation d'élevage. Ces mécanismes d'agrégation sont apparus d'une toute autre nature en mer, nous conduisant à admettre que ces Monogènes ne jouaient qu'un rôle régulateur mineur dans les populations naturelles d'hôtes (Silan & Maillard, 1990). Ces hôtes ne sont pas de simples îles subissant les vagues aléatoires de la colonisation, et dont la taille serait un facteur essentiel. De très nombreux processus biologiques (physiologie, pathologie, contraintes environnementales...), notamment éthologiques (tactismes, compétitions...), interagissent en permanence pour conduire à telle ou telle utilisation de l'espace des hôtes, et donc à telle ou telle structure démographique locale ou plus globale.

L'ensemble des connaissances biologiques accumulées ont alors permis une première approche plus théorique du fonctionnement de ces populations couplées et fragmentées (Langlais & Silan, 1995).

Les approches prédictives de la démographie des Plathelminthes, via la modélisation, restent peu nombreuses. Elles ne sortent généralement pas du

cadre classique des séries infinies d'équations différentielles. L'approche résolument différente que nous avons proposée (Silan *et al.*, 1997) a conduit à une prise en compte croissante de la structuration en âge de la population parasitaire (Bouloux *et al.*, 1998), jusqu'alors négligée, avec des conséquences démographiques et épidémiologiques de toute première importance. Depuis, ces recherches ont manifestement inspiré d'autres théoriciens d'outre atlantique (Milner & Patton, 2001).

Dans le cas des Monogènes, rappelons qu'aucun travail de modélisation n'a jamais concerné la sous-classe des Polyopisthocotylea ; seuls quelques Monopisthocotylea ont fait l'objet de tentatives en ce sens. La synthèse de ces dernières (Silan *et al.*, 1999) a révélé l'intérêt historique, mais aussi les faiblesses mathématiques, des modèles antérieurs (Lester & Adams, 1974 ; Scott, 1982 ; Scott & Anderson, 1984).

La structuration en âge des populations parasitaires est rendue nécessaire par la réalité biologique ; elle dépend aussi de nombreux facteurs environnementaux (Silan & Maillard, 1989a, 1990). Outre l'intégration de cette première difficulté, le problème du recrutement différentiel des larves infestantes parmi les hôtes disponibles à un instant t est une des complexités majeures de l'approche mathématique développée pour les *Diplectanum*. Ce recrutement différentiel, générateur ou non de surdispersion, ne peut être éternellement assimilé à des fonctions de probabilité invariante dans le temps et l'espace des hôtes, telle la loi binomiale négative un peu trop souvent sollicitée en parasitologie. Cette dernière est un instantané globalisant, faisant abstraction du principe même de « populations ».

La complexité des modèles Bar-*Diplectanum* ne cessant de s'accroître, des solutions aux nouveaux problèmes de validation numérique ont dû être recherchées (Langlais *et al.*, 1999a, 1999b, 2002, sous presse), et ce sur la base des modèles de l'algorithmique parallèle (Grama *et al.*, 1994 ; Latu, 2000).

Ces recherches interdisciplinaires ont déjà permis des avancées tant du point de vue méthodologique que fondamental. Ainsi, tous les comportements démographiques possibles, dont certains clairement identifiés *in situ* chez ces organismes, peuvent être simulés, ouvrant la voie à des validations biologiques sans cesse plus réalistes.

La figure 2 illustre une extinction progressive de la population parasitaire sans régulation des hôtes (population de 5000 individus dans le cas illustré). Le flux entrant de larves infestantes ne compensent pas la mortalité naturelle des parasites. Cette situation prévaut quand le facteur de transmission (cf. Langlais & Silan, 1995 ; Bouloux *et al.*, 1998) reste durablement faible : seuls 30 pour cent des oncomiracidiums disponibles se fixent ici. On notera les décalages temporels entre les cohortes de jeunes non reproducteurs et celles de reproducteurs (adultes).

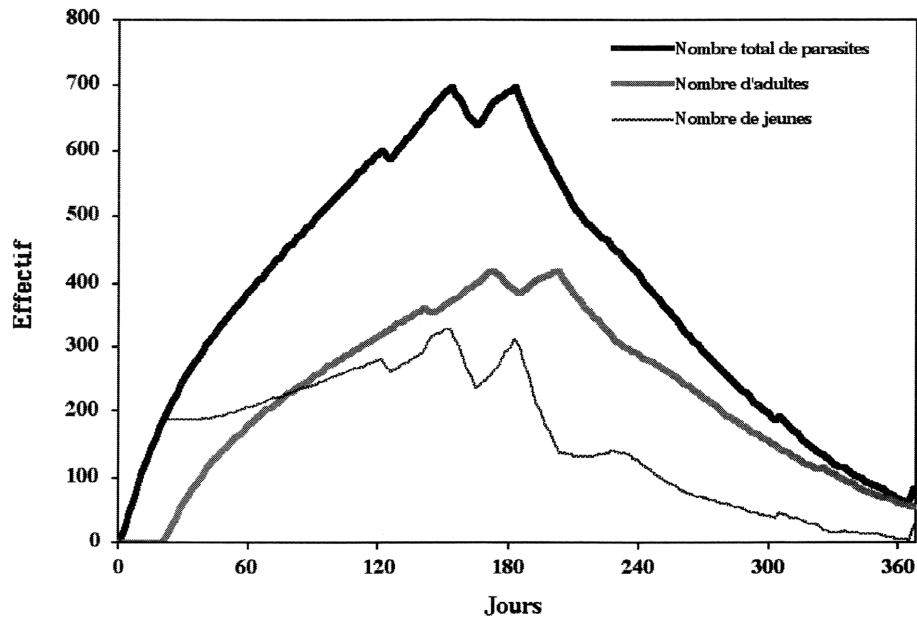


Figure 2. Simulation de l'extinction d'une population structurée en âge de *D. aequans*, ectoparasite de *D. labrax*, liée à un facteur de transmission inférieur à 30 pour cent (recrutement faible).

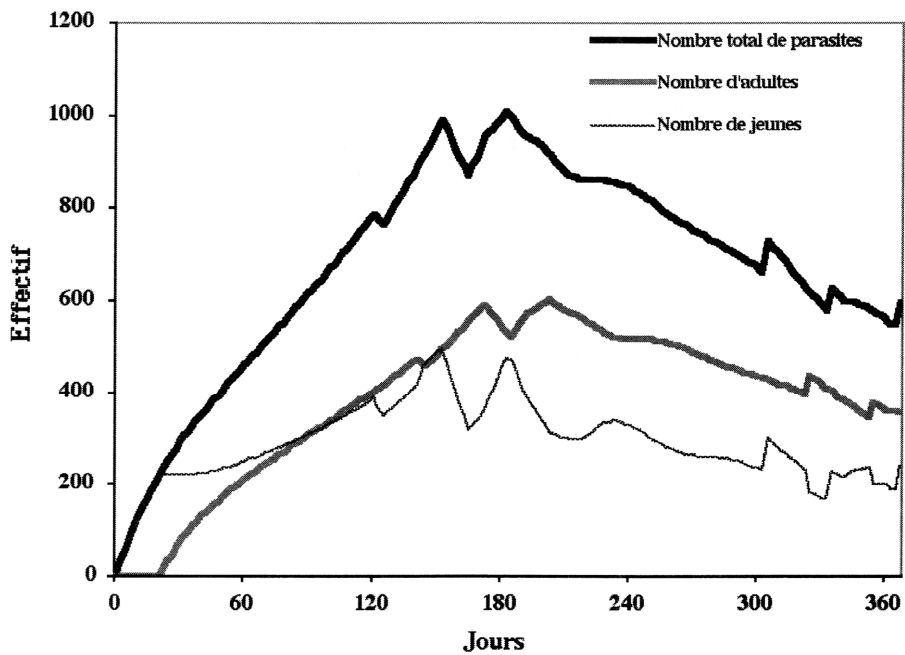


Figure 3. Simulation d'une faible endémie (*D. aequans* / *D. labrax*), associée à un équilibre dynamique entre le flux de larves infestantes et la mortalité naturelle des parasites fixés.

Un accroissement de ce facteur de transmission de moins de 5 pour cent suffit à éviter l'extinction, créant une situation de faible endémie (Fig. 3) ; les adultes reproducteurs deviennent alors assez nombreux pour entretenir la population sans accroissement ou diminution spectaculaire, et toujours sans aucun impact sur l'hôte. Certains changements mineurs de trajectoires sont dus à l'influence de facteurs environnementaux (variation de la durée d'incubation liée à la température ...)

Une population de Monogènes passe obligatoirement dans une phase d'accroissement (Fig. 4) à partir de certains seuils, lesquels sont naturellement fonctions des différentes variables démographiques. Les géniteurs sont alors assez nombreux et les autres freins démographiques ne suffisent plus pour stabiliser la population parasitaire. Il n'y a toujours pas de régulation intensité-dépendante des hôtes ; ce type de situation est souvent transitoire et local dans les populations naturelles.

Quand la population parasitaire devient vraiment importante, et que le seuil léthal est atteint pour certains hôtes, la régulation par la mort de ces derniers commence à opérer ; c'est ce qu'illustre la simulation de la figure 5. La population parasitaire globale tend à se stabiliser (ici après t_{320}), mais les cohortes ne subissent pas le même sort. Le nombre de jeunes diminue alors que les adultes continuent d'être temporairement plus nombreux. La diminution des premiers s'explique par l'arrivée de grandes quantités de larves infestantes accompagnée d'une surdispersion croissante dans le recrutement, puis par leur disparition entraînée par la mort des hôtes les plus parasités. L'accroissement du nombre d'adultes tient au vieillissement naturel des larves déjà fixées, jusqu'à ce que la mortalité des adultes ne soit plus compensée par l'arrivée de nouveaux jeunes. Un peu plus de 10 pour cent des hôtes ont disparu à terme, conduisant à une relative stabilité de la population parasitaire.

Si le facteur de transmission est encore plus élevé (60 pour cent de larves arrivant durablement à se fixer), et que l'agrégation n'est initialement pas assez forte (tout autre paramètre étant inchangé), la situation démographique à laquelle on aboutit est illustrée dans la figure 6. Les premières étapes sont similaires, mais les adultes présents produisent tellement de stades infestants que la population parasitaire s'accroît à nouveau, conduisant à une mortalité des hôtes désormais massive. On assiste alors à un effondrement des deux populations couplées, puis à une nouvelle stabilisation inévitable. En effet, le facteur de transmission étant également fonction du nombre des hôtes, donc indirectement de leur densité, il baisse notablement avec des mortalités importantes d'hôtes, freinant de ce fait le recrutement. La situation est alors nouvelle : le nombre d'oncomiracidiums est encore élevé, mais peu trouvent leur hôte. De telles vagues épizootiques sont observées en situation aquicole, quand le confinement des hôtes est trop élevé. Le parasitisme conduit alors au décalage de l'équilibre du système avec une densité moindre d'hôtes.

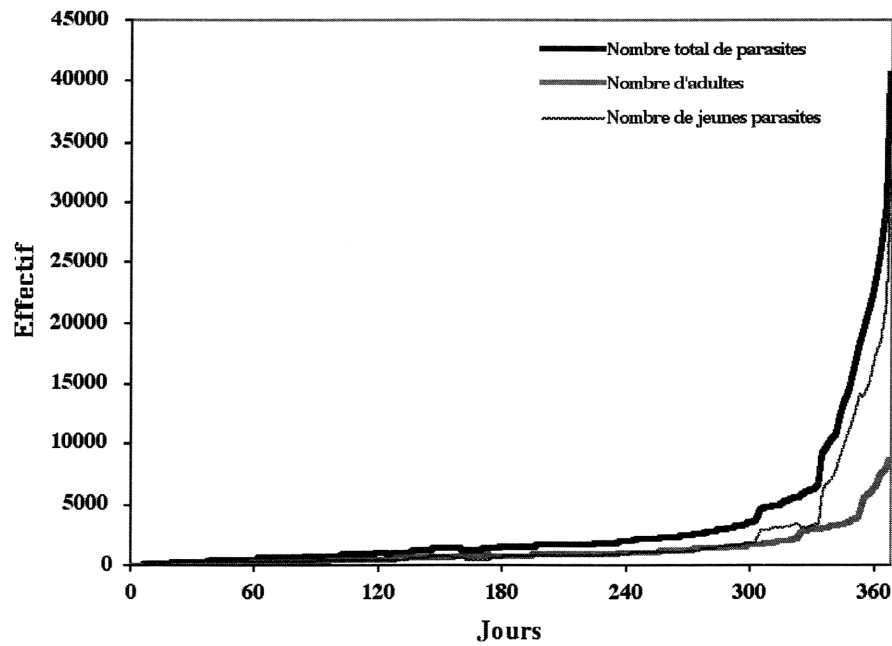


Figure 4. Simulation d'un accroissement progressif de population (*D. aequans*) sans régulation de la population hôte (*D. labrax*).

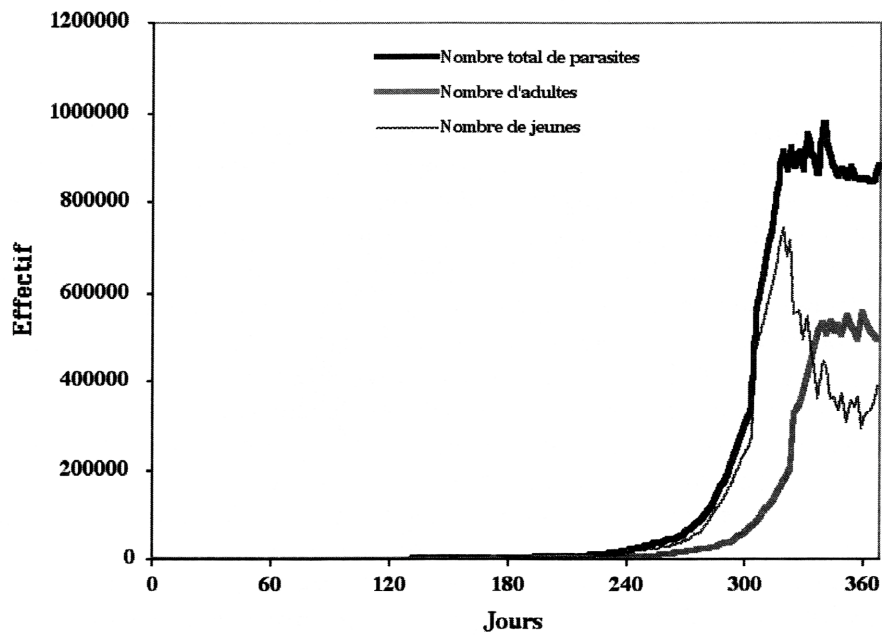


Figure 5. Simulation d'un accroissement de population (*D. aequans*) suffisant pour provoquer une faible mortalité dans la population hôte (*D. labrax*), avec stabilisation concomitante de la population parasitaire globale ; les cohortes sont affectées de manière différentielle.

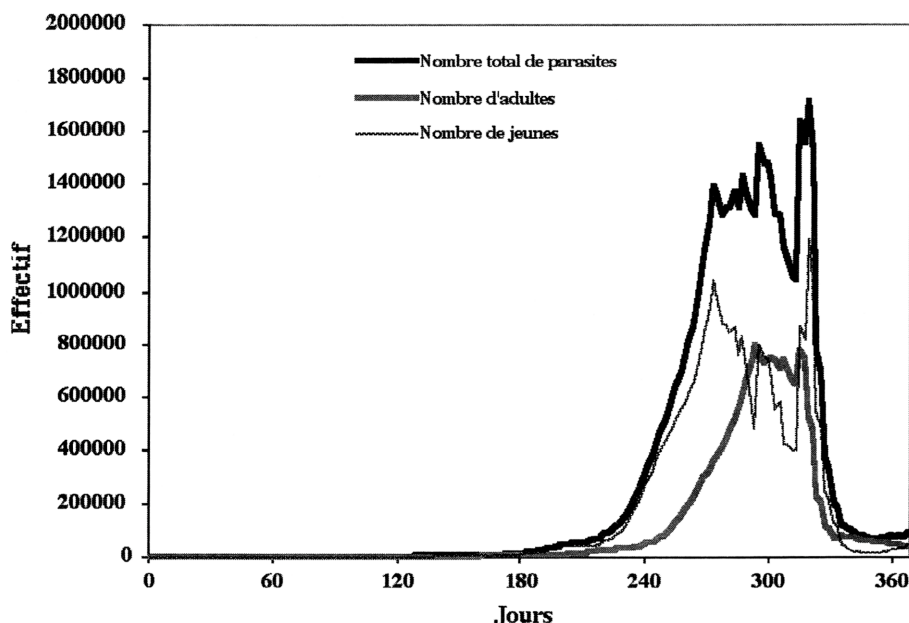


Figure 6. Simulation du comportement démographique d'une population (*D. aequans*) subissant deux phases successives d'accroissement, suivies chacune par une stabilisation de nature différente. La population parasitaire est finalement ramenée à un état initial suite à une régulation temporairement croissante des hôtes (*D. labrax*).

Pour illustrer la manière dont les parasites se répartissent parmi les hôtes disponibles à un temps t , et les conséquences que va avoir cette répartition sur le comportement démographique du système couplé, nous avons représenté sur la figure 7 les variations du logarithme de l'espérance du nombre de parasites par hôte (abscisse) et du logarithme de la variance correspondante (ordonnée) pour la situation décrite dans la figure 6, et ce à compter de t_{248} . La courbe relie les couples de valeurs pour tout $t > t_{248}$, cinq d'entre eux (t_{270} , t_{316} , t_{322} , t_{332} , t_{334}) étant indiqués sur cette figure 7. De t_0 jusqu'à t_{270} , variance et moyenne sont égales ou sub-égales, témoignant du recrutement de nature « poissonnienne » prévu pour des hôtes peu parasités ; une espèce « rare » paraît toujours distribuée de manière « aléatoire ». Conformément à nos observations de terrain, rappelons que les modèles développés prévoient ce type de recrutement en deçà d'un certain seuil dit critique (fonction notamment de l'âge de l'hôte), et qu'au-delà, les hôtes sont d'autant plus parasités qu'ils l'étaient déjà. Une agrégation qui croît non linéairement avec l'intensité parasitaire est liée à la nature du recrutement : c'est l'oncomiracidium qui cherche ici son hôte, et il le trouve d'autant plus facilement que ce

dernier est affaibli par l'importance de son parasitisme. Après t_{270} , la population parasitaire s'accroît notablement (Fig. 6), tout comme l'inégalité dans le recrutement ; la variance s'accroît alors plus vite que la moyenne. Les premières oscillations de la figure 7, jusqu'à t_{316} , correspondent à la période où l'intensité moyenne change moins fortement que la variance ; cette dernière chute chaque fois que les hôtes sur-infestés disparaissent. Le pic maximal de croissance de la population parasitaire intervient après t_{316} ; la moyenne s'accroît en premier (t_{322}) suivie par la variance (t_{334}), alors que la population globale a déjà commencé à diminuer. La distribution des parasites est ainsi de plus en plus asymétrique, et en tout cas bien éloignée d'une fonction décroissante monotone. Les écarts sur un seul pas de temps (t_{332} , t_{334}) sont d'autant plus importants que cette distribution est asymétrique ; c'est cette hétérogénéité qui va agir comme frein puissant. La mortalité importante des hôtes va ramener moyenne et variance à des valeurs plus faibles, sans que l'on retrouve néanmoins un modèle de distribution poissonnienne. Les Monogènes sont désormais bien installés dans ce qui reste de la population hôte. La régulation s'opère alors par une baisse du facteur de transmission, rendant cette population stationnaire.

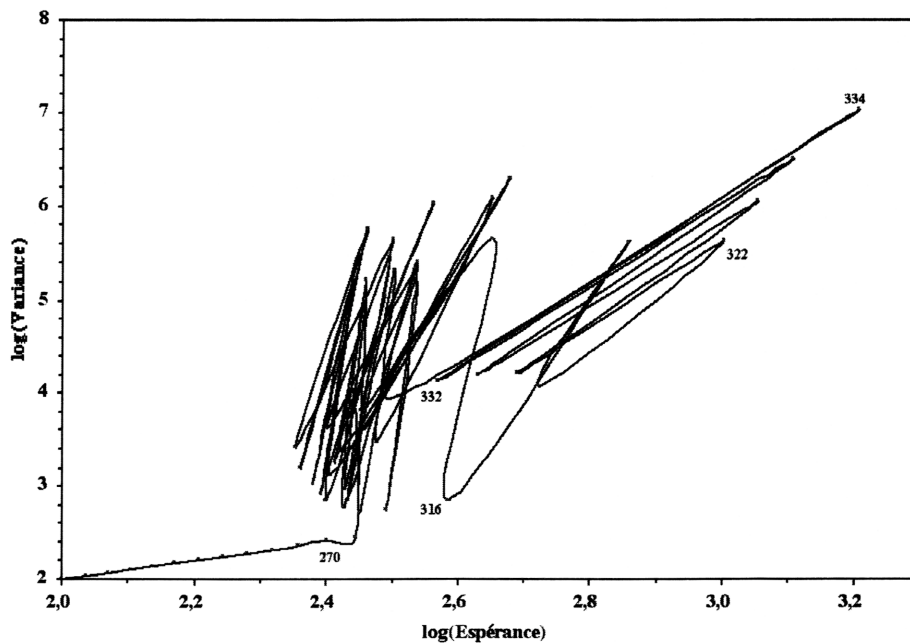


Figure 7. Variation, au cours du temps t , du log de l'espérance du nombre de parasites (*D. aequans*) par hôte (*D. labrax*) en fonction du log de la variance correspondante. La situation démographique est celle illustrée dans la figure 6, et ce à compter de t_{248} .

L'ampleur du recrutement des stades infestants, la manière dont ces derniers se dispersent parmi les hôtes, la survie des parasites fixés, la variabilité de l'impact de l'intensité parasitaire, l'influence des paramètres environnementaux (non évoqués ici mais fonctionnels dans nos modèles non linéaires), sont parmi les facteurs explicatifs de la multiplicité de ces comportements démographiques. Les figures 2 à 6 permettent par ailleurs d'illustrer le rôle respectif différent que peuvent jouer cohortes d'adultes et de jeunes dans une dynamique plus globale. La précision permet d'éclairer cas par cas, et ce dans un contexte d'agrégation variable dans le temps et dans l'espace des hôtes. Cela n'est pas possible si l'on se contente d'intégrer des fonctions de probabilité invariantes dans des systèmes d'équations différentielles. Une population parasitaire peut apparaître comme temporairement distribuée de manière aléatoire ; l'agrégation peut s'accroître pour diminuer à nouveau tout aussi temporairement. Les processus générateurs de surdispersion et de sousdispersion, simultanés ou successifs, peuvent désormais être quantifiés et expliqués, alors qu'ils relevaient de déductions hypothétiques auparavant (Anderson & Gordon, 1982 ; Silan & Maillard, 1990).

Un processus tel que la mortalité des parasites dans l'espace fragmenté des hôtes est loin d'être simple à modéliser (Silan *et al.*, 1999) ; nous savons maintenant qu'une faible variation de celui-ci suffit à engendrer des états démographiques radicalement opposés au même temps t .

La validation de tous les états démographiques possibles se poursuit ; elle ne concerne pour l'instant qu'un modèle biologique Téléostéen-Monogènes. Néanmoins, les principes développés sont transposables à terme à d'autres modèles. Les versions plus stochastiques actuellement développées (Langlais *et al.*, 2002, sous presse) ouvrent par ailleurs de nouvelles perspectives.

Conclusions

Bien que connus depuis plus d'un siècle, les Monogènes restent porteurs de nombreuses interrogations en termes de biologie de populations et de communautés.

Les liens qui existent entre la nature de leur spécificité parasitaire et l'organisation de leurs peuplements sont une évidence pour les parasitologues connaissant bien ces helminthes. Il reste néanmoins à préciser encore leur nature sur des bases quantitatives fiables, et seul l'apport complémentaire mais essentiel de la dynamique des populations peut y contribuer.

Divers travaux sur l'écologie de ces ectoparasites n'ont pas été réalisés dans cette dernière optique, et certaines approches de leur dynamique restent

contestables pour des raisons méthodologiques (Gonzalez-Lanza *et al.*, 1991). Le placage de statistiques ou d'équations discutables sur des données ne relevant pas de la biologie des populations ne conduit, quant à lui, qu'à émettre des hypothèses caricaturales et peu crédibles. Celle qui consiste à penser que ces organismes forment des assemblages peu structurés et gouvernés principalement par les lois du hasard en est une (Gotelli & Rohde, 2002).

La prise en compte simultanée du maximum de traits biologiques relatifs à ces organismes nous enseigne au contraire que ces populations et communautés sont extraordinairement structurées, et que la contingence est omniprésente. Ce que nous observons n'est rien d'autre que la conséquence d'une longue et très riche histoire évolutive, soulignée également par d'autres approches (Caro *et al.*, 1997). Dans les premiers travaux montpelliérains, la compétition comme moteur essentiel d'organisation spatiale était peut-être surestimée ; l'excès inverse est désormais perceptible dans la littérature (Luque, 1996 ; Geets *et al.*, 1997). L'invocation actuelle et récurrente du hasard, ou d'un quelconque chaos déterministe dans les travaux les plus théoriques, ne fait que refléter notre incapacité à identifier les variables structurantes. Prendre prématurément trop de recul sur les processus, avant même de savoir ce qui se passe dans l'histoire locale des organismes et populations, et le plus souvent sans intégrer le temps, ne devrait pas mener plus loin que certaines conceptions de la modélisation les concernant (Silan *et al.*, 1997 ; Silan *et al.*, 1999).

Qu'elle soit morpho-anatomique, comportementale, démographique, la variabilité est omniprésente chez les Monogènes, tout en restant inscrite dans un cadre temporairement plus rigide. Encore une fois, tout est affaire d'échelle. Les espèces congénériques, fréquentes mais jamais nombreuses dans une même communauté, en sont une des illustrations. Les travaux languedociens que nous avons évoqués ont contribué à identifier cette variabilité de manière toujours plus précise, mettant en exergue le rôle des niveaux d'emboîtement, qu'il s'agisse d'espace ou de temps. L'analyse multi-échelle a indiscutablement des avantages.

Comme nous l'avons illustré, les Monogènes peuvent passer d'une situation démographique à une autre très rapidement, quelle que soit l'échelle spatiale. La stabilité dans les populations naturelles n'est souvent qu'apparente et temporaire, et quand elle perdure, elle est la résultante de réajustements complexes dont certains ne sont pas encore clairement identifiés. L'agrégation n'est que l'une des conséquences ; elle n'est pas plus fondamentale que les autres, et ni plus ni moins structurante que pour d'autres organismes vivants (tactismes, socialité ...).

En définitive, quelle que soit la problématique abordée, l'amélioration de notre connaissance sur ces organismes passera par des analyses toujours plus fines, sans s'arrêter sur la partie émergée de l'iceberg. Les Monogènes sont petits, nombreux, diversifiés, vivent dans des environnements complexes difficiles à appréhender... Autant de raisons qui rendent leur étude laborieuse et largement rebutante. Il suffit d'observer le peu de littérature écologique sur ces organismes pour s'en convaincre. L'approche qualitative est loin d'être aisée ; le nombre d'études quantitatives de qualité, inscrites dans la durée, est tout aussi révélateur. Louis Euzet, toujours penché sur son microscope pour tenter de percer les multiples secrets que recèlent encore ces organismes, ne devrait pas nous démentir !

Références

- Aguesse P, Marazanoff F, 1965. Les modifications des milieux aquatiques de Camargue au cours des 30 dernières années. *Annales de Limnologie* 1 : 163-190.
- Anderson RM, Gordon, DM, 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 85 : 373-398.
- Autem M, 1979. Contribution à l'étude biologique des zones de dilution du littoral méditerranéen (estuaires et étangs lagunaires). Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 343 p.
- Baer JG, Euzet L, 1961. Classe des Monogènes. In : Grassé PP, editor. *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, France, 4 : 243-325.
- Bilong Bilong CF, Le Pommelet E, Silan P, 1999. The gills of *Hemichromis fasciatus* Peters, 1858 (Teleostei, Cichlidae), a biotope for ectoparasites : structure, heterogeneity and growth models. *Ecologie* 30 : 125-130.
- Bouloux C, Langlais M, Silan P, 1998. A marine host-parasite model with direct biological cycle and age structure. *Ecological Modelling* 107 : 73-86.
- Caltran H, 1996. Interactions Populations-Environnement et biodiversité dans les écosystèmes laguno-marins : les ectoparasites de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 266 p.
- Caltran H, Silan P, 1996. The fish gill filaments, a biotope for ectoparasites : a new methodology of surface area acquisition using image analysis and growth models. *Journal of Fish Biology* 49 : 1267-1279.
- Caltran H, Silan P, Roux M, 1995a. *Ligophorus imitans* (Monogenea) ectoparasite de *Liza ramada* (Teleostei). I Populations naturelles et variabilité morphologique. *Ecologie* 26 : 95-104.
- Caltran H, Silan P, Roux M, 1995b. *Ligophorus imitans* (Monogenea) ectoparasite de *Liza ramada* (Teleostei). II Variabilité morphologique et contraintes environnementales. *Ecologie* 26 : 105-113.
- Caro A, Combes C, Euzet L, 1997. What makes a fish a suitable host for Monogenea in the Mediterranean ? *Journal of Helminthology* 71 : 203-210.

- Euzet L, 1972. Parasitisme branchial simultané par deux espèces congénériques de monogènes Monopisthocotylea. In : Doby JM, editor. Comptes-Rendus du 1^{er} Multicolloque Européen de Parasitologie, Rennes, France : 76-77.
- Euzet L, Combes C, 1969. Contribution à l'étude des Microcotylidae (Monogenea), parasites de *Mugil cephalus* L. (Teleostei). Volume jubilaire B. E. Bychowsky. Parazitologicheskii Sbornik 24 : 91-105.
- Euzet L, Combes C, 1980. Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. Mémoire de la Société Zoologique de France III : 239-245.
- Euzet L, Raibaut A, 1985. Les maladies parasitaires en pisciculture marine. Symbiose 17 : 51-68.
- Euzet L, Sanfilippo D, 1983. *Ligophorus parvicirrus* n. sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 58 : 325-335.
- Euzet L, Suriano DM, 1977. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 3^{ème} série, n° 472, Zoologie, 329 : 799-822.
- Geets A, Coene H, Ollevier F, 1997. Ectoparasites of the whitespotted rabbitfish, *Siganus sutor* (Valenciennes, 1835) of the Kenyan coast : distribution within the host population and site selection on the gills. Parasitology 115 : 69-79.
- Gonzalez-Lanza C, Alvarez-Pellitero P, Sitja-Bobadilla A, 1991. Diplectanidae (Monogenea) infestations of sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.), from the Spanish Mediterranean area. Histopathology and population dynamics under culture conditions. Parasitology Research 77 : 307-314.
- Gotelli NJ, Rohde K, 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes : a null model analysis. Ecology Letters 5 : 86-94.
- Grama A, Gupta A, Kumar V, Karyptis G, 1994. Introduction to parallel computing : design and analysis of algorithms. Benjamin/Cummings Publishing Company, Redwood City, USA. 597 p.
- Heurtaux P, 1992. Modification du régime hydrique et salin des étangs du système Vaccarès (Camargue, France) liés aux perturbations anthropiques des cinquante dernières années. Annales de Limnologie 28 : 157-174.
- Ktari, 1971. Recherches sur la reproduction et le développement de quelques Monogènes (Polyopisthocotylea) parasites de poissons marins. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 327 p.
- Lambert A, Maillard C, 1974. Parasitisme branchial simultané par deux espèces de *Diplectanum* Diesing, 1858 (Monogenea, Monopisthocotylea) chez *Dicentrarchus labrax* (L., 1758) (Téléostéen). Compte rendu hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, série D, 279 : 1345-1347.
- Lambert A, Maillard C, 1975. Répartition branchiale de deux Monogènes : *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 et *Diplectanum laubieri* Lambert et Maillard, 1974 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites simultanés de *Dicentrarchus labrax* (Téléostéen). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 50 : 691-699.

- Langlais M, Latu G, Roman J, Silan P, 1999a. Simulation numérique parallèle d'un système hôte-parasite. *Journal du Centre National Universitaire Sud de Calcul* 69 : 2-3.
- Langlais M, Latu G, Roman J, Silan P, 1999b. Parallel numerical simulation of a marine host-parasite system. In : Amestoy P, Berger P, Daydé M, Duff I, Frayssé V, Giraud L, Ruiz D, editors. *Lecture Notes in Computer Science*, 1685. Springer, Berlin, Germany : 677-685.
- Langlais M, Latu G, Roman J, Silan P., 2002. Stochastic simulation of a marine host-parasite system using a hybrid MPI/OpenMP programming. In : Monien B, Feldmann R, editors. *Lecture Notes in Computer Science*, 2400. Springer, Berlin, Germany : 436-446.
- Langlais M, Latu G, Roman J, Silan P., sous presse. Performance analysis and qualitative results of an efficient parallel stochastic simulator for a marine host-parasite system. In : *Concurrency and Computation : Practice and Experience*.
- Langlais M, Silan P, 1995. Theoretical and mathematical approach of some regulation mechanisms in a marine Host-Parasite system. *Journal of Biological Systems* 3 : 559-568.
- Latu G, 2000. Solution parallèle pour un problème de dynamique des populations. *TSI, Techniques et Sciences Informatiques* 19 : 767-790.
- Le Pommelet E, 1993. Structure des communautés parasitaires dans les écosystèmes dulçaquicoles tropicaux : analyse des interactions et du partage de l'espace branchial chez les Monogènes ectoparasites d'*Hemichromis fasciatus* (Pisces, Teleostei). Mémoire de DEA, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 34 p.
- Lester RJG, Adams JR, 1974. A simple model of a *Gyrodactylus* population. *International Journal for Parasitology* 4 : 497-506.
- Llewellyn J, 1956. The host-specificity, micro-ecology, adhesive attitude and comparative morphology of some trematode gill parasites. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 35 : 113-127.
- Luque JL, 1996. Distribution and associations in communities of ectoparasites metazoans in marine sciaenid fishes from Peru. *Revista de Biología Tropical* 44 : 383-390.
- Mac Rawson V Jr, 1976. Population biology of parasites of striped mullet, *Mugil cephalus* L., I. Monogenea. *Journal of Fish Biology* 9 : 185-194.
- Mackenzie K, 1970. *Gyrodactylus unipapula* Gluklova, 1955 from young plaice *Pleuronectes platessa* L. with notes on the ecology of the parasite. *Journal of Fish Biology* 2 : 23-24.
- Maillard C, Gonzalez J, Noisy D, 1982. A scanning electron microscope study of the male copulatory sclerite of the monogenean *Diplectanum aequans*. *Parasitology* 84 : 63-64.
- Milner FA, Patton CA, 2001. Existence of solutions for a host-parasite model. *Journal of Computational and Applied Mathematics* 137 : 331-361.
- Mokhtar-Maamouri F, Lambert A, Maillard C, Vago C, 1976. Infection virale chez

- un Plathelminthe parasite. *Compte-Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, série D*, 283 : 249-251.
- Noisy D, 1978. Recherche sur le microhabitat branchial des *Microcotylidae* (*Monogenea*) ectoparasites de *Sparidae* (*Teleostei*). Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. Volume I : texte 139 p. et volume II : 149 figures.
- Noisy D, Euzet L, 1979. Microhabitat branchial de deux *Microcotylidae* (*Monogenea*) parasites de *Diplodus sargus* (*Teleostei*, *Sparidae*). *Revista Iberica de Parasitologia* 39 : 81-93.
- Noisy D, Maillard C, 1980. Microhabitat branchial préférentiel de *Microcotyle chrysophrii* van Beneden & Hesse, 1863 (*Monogenea*, *Microcotylidae*) parasite de la Daurade (*Sparus aurata* L., 1758). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 55 : 33-40.
- Oliver G, 1968. Recherche sur les *Diplectanidae* (*Monogenea*) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. III. Biologie. *Vie et Milieu* 20 : 397-420.
- Oliver G, 1977. Biologie et écologie de *Microcotyle labracis* van Beneden et Hesse, 1863 (*Monogenea*, *Polyopisthocotylea*) chez *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758) et *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) (*Pisces*, *Serranidae*) des côtes de France. *Excerta Parasitológica en memoria del doctor Eduardo Caballero y Caballero*. Mexico. Instituto de Biología, Publicaciones Especiales 4 : 35-44.
- Reversat J, Silan P, Maillard C, 1992. Structure of monogenean populations, ectoparasites of the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Biology* 112 : 43-47.
- Rohde K, 1993. Ecology of marine parasites. An introduction to marine parasitology. 2nd édit. CAB international, Wallingford, UK. 298 p.
- Rohde K, Hobbs RP, 1986. Species segregation : competition or reinforcement of reproductive barriers ? In : Cremin M, Dobson C, Moorhouse DE, editors. *Parasites lives. Papers on parasites, their host and their associations. To honour J.F.A. Sprent*. University of Queensland Press, St Lucia, Queensland, Australia : 189-199.
- Roubal FR, 1987a. Gill surface area and its components in the yellowfin bream, *Acanthopagrus australis* (Gunther) (*Pisces* : *Sparidae*). *Australian Journal of Zoology* 35 : 25-34.
- Roubal FR, 1987b. Comparison of ectoparasite pathology on gills of yellowfin bream, *Acanthopagrus australis* (Gunther) (*Pisces* : *Sparidae*) : a surface approach. *Australian Journal of Zoology* 35 : 93-100.
- Roubal FR, Quartarano N, West A, 1996. Spatial and temporal variation in populations and community of ectoparasites on young snapper, *Pagrus auratus* (Bloch & Schneider) (*Sparidae*), from the wild and captivity at Port Hacking, Sydney, Australia. *Marine and Freshwater Research* 47 : 585-593.
- Sanfilippo D, 1978. Microhabitat des Monogènes *Dactylogyroïdea* parasites branchiaux de Téléostéens *Mugilidae* et *Sparidae*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. Volume I : texte 154 p. et volume II : 86 figures.
- Scott ME, 1982. Reproductive potential of *Gyrodactylus bullatarudis* (*Monogenea*) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology* 85 : 217-236.

- Scott ME, Anderson RM, 1984. The population dynamics of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) within laboratory populations of the fish host *Poecilia reticulata*. *Parasitology* 89 : 159-194.
- Silan P, 1984. Biologie comparée des populations de *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri*, Monogènes branchiaux de *Dicentrarchus labrax*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 275 p.
- Silan P, Birgi E, Louis C, Clota F, Mathieu A, Giral L, 1996. Aquaculture et ichtyoparasitologie : action *in vitro* du Nitroxinil® (Anthelminthique) sur *Diplectanum aequans*, ectoparasite branchial du bar *Dicentrarchus labrax*. *Recueil de Médecine Vétérinaire* 172 : 401-407.
- Silan P, Cabral P, Maillard C, 1985. Enlargement of the host range of *Polylabris tubicirrus* (Monogenea, Polyopisthocotylea) under fish farming conditions. *Aquaculture* 47 : 267-270.
- Silan P, Euzet L, Maillard C, 1983. La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie* 1 : 31-36.
- Silan P, Euzet L, Maillard C, Cabral P, 1987. Le biotope des ectoparasites branchiaux de Poissons : Facteurs de variations dans le modèle Bar-Monogènes. *Bulletin d'Ecologie* 18 : 383-391.
- Silan P, Langlais M, Bouloux C, 1997. Dynamique des Populations et Modélisation : Application aux Systèmes Hôtes-Macroparasites et à l'Épidémiologie en Environnement Marin. In : Blasco editor. *Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement*. Elsevier, Paris, France : 303-310.
- Silan P, Langlais M, Latu G, 1999. Dynamique des populations de Monogènes, ectoparasites de Téléostéens : stratégies démographiques et implications mathématiques. *Ecologie* 30 : 247-260.
- Silan P, Le Pommelet E, 1995. Le biotope des ectoparasites branchiaux : Définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage. *Ecologie* 26 : 7-14.
- Silan P, Maillard C, 1986. Modalités de l'infestation par *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite de *Dicentrarchus labrax*, en aquaculture. *Eléments d'épidémiologie et de prophylaxie*. In : Vivarès CP, Bonami JR, Jaspers E, editors. *Pathology in marine aquaculture (Pathologie en aquaculture marine)*. European Aquaculture Society, Special Publication n° 9. Bredene, Belgium : 139-152.
- Silan P, Maillard C, 1987. Structures spatiale et temporelle des populations naturelles d'Helminthes parasites de Poisson : le modèle Bar-*Diplectanum*. In : I.A.S.B.S.E. editor. *Actes du Colloque National du C.N.R.S. sur la Biologie des Populations*, Lyon, France : 215-216.
- Silan P, Maillard C, 1989a. Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei). *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale* 10 : 31-45.
- Silan P, Maillard C, 1989b. Biology of *Serranicotyle labracis*, ectoparasite of *Dicentrarchus labrax* (Teleostei) : contribution to the study of its populations. *Marine Biology* 103 : 481-487.

- Silan P, Maillard C, 1990. Comparative structures and dynamics of some populations of helminths, parasites of fishes : the sea bass- *Diplectanum* model. Acta Oecologica 11 : 857-874.
- Smith JW, 1969. The distribution of one monogenean and two copepods parasites of whiting *Merlangius merlangus* (L.) caught in British waters. Nytt Magasin for Zoology (Oslo) 17 : 57-63.
- Suydam EL, 1971. The microecology of three species of monogenetic trematodes of fishes from the Beaufort - Cape Hatteras area. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 38 : 240-246.